DIE NATURWISSENSCHAFTEN

18. Jahrgang | 26. Dezember 1930 | Heft 52

Der Kern als Vererbungsträger[1].

Von CURT STERN, Berlin-Dahlem.

Vererbung ist die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft. Verschiedenartige Theorien sind möglich, um die Tatsache der Vererbung formell zu erklären. So wäre für jene alten Präformisten, die sich die aufeinanderfolgenden Generationen ineinander eingeschachtelt vorstellten, das Problem der Vererbung mit dem Wissen von dem Schöpfungsakt der Stammutter Eva gelöst gewesen. Gleichzeitig mit ihrer Erschaffung wurden sämtliche späteren Generationen miterzeugt, so daß es überhaupt keine *Übertragung* elterlicher Eigenschaften gab, sondern nur ein *Heranwachsen* der von der Hülle der alten Generation befreiten, ihr ähnlich erschaffenen neuen Generation. Einen anderen Typus einer — echten — Vererbungstheorie bietet uns die Pangenesislehre DARWINS. Nach dieser Theorie war der Organismus der neuen Generation nicht bereits ab origine bestimmt, sondern er wurde von den elterlichen Organismen allmählich aufgebaut, indem jeder Körperteil einen Repräsentanten zu der werdenden Keimzelle sandte. Die Kontinuität, die durch das Vererbungsgeschehen dargestellt wird, entsprach in dieser Vorstellung der Kontinuität des Lebendigen überhaupt, die dadurch gewahrt wird, daß ein Organismus stets vor seinem Tode einen Teil seiner Substanz abspaltet, von dem ein neues Individuum entsteht. Diese Vorstellung ist ersetzt worden durch einen dritten Typus einer Vererbungstheorie, der von WEISMANN begründeten. Hier beruht die Kontinuität des Vererbungsgeschehens auf der Kontinuität des Keimplasmas. Ein besonderer Teil jeder Art, das Keimplasma, wird als Kontinuum betrachtet, von dem aus die Individuen hervorwachsen. Und wie es uns nicht so sehr verwundert, daß die Triebe, die ein Wurzelstock jedes Jahr aus sich hervorgehen läßt, einander ähnlich sind, so ist es auch verständlich, warum die in den Generationen aufeinanderfolgenden Individuen sich ähneln: sie sind ja Produkte desselben, kontinuierlichen Keimplasmas. Das Keimplasma ist also nach WEISMANN der Träger der Vererbung.

Es war die Aufgabe wesentlicher Zweige der Biologie in den letzten 60 Jahren, den formellen Begriff des Keimplasmas in reale Vorstellungen umzuwandeln.

Notwendigerweise waren an dieser Arbeit zwei in ihren Methoden verschiedene Disziplinen der Biologie beteiligt, erstens die Zellenlehre (Cytologie) und zweitens die Vererbungslehre (Genetik). Die Aufgabe der Zellforscher war es, die morphologische Grundlage des Vererbungsgeschehens zu enträtseln, und die Aufgabe der Vererbungsforscher war es, die Tatsachen des Vererbungsvorganges in ihren Gesetzmäßigkeiten zu erkennen. Zu zeigen, wie die Ergebnisse der beiden Forschungsrichtungen sich aufs schönste zueinander fügten, wird den Inhalt meines Vortrages darstellen. Wesentlich Neues kann ich Ihnen dabei kaum berichten, denn unser Thema ist bereits mehrfach behandelt worden. Immerhin bringt jedes neue Jahr eine Anzahl neuer Beweise für unsere Anschauungen; auch werde ich diejenigen speziellen Ausgestaltungen unserer Theorien in den Vordergrund stellen, für die entscheidende Beweise erst in geringer Zahl vorliegen, während ich das, was schon allgemein als gesicherte Grundlage gilt, kürzer behandeln werde.

Jeder höhere Organismus beginnt seine Entwicklung mit einem Einzellenstadium. Sehen wir einmal von Ausnahmen ab, so ist dieses Einzellenstadium die befruchtete Eizelle. In ihr müssen die oder der Vererbungsträger enthalten sein. Dieses Ei besteht, ganz grob gesprochen, morphologisch aus zwei Hauptteilen, dem Kern und dem Zellplasma. Von diesen beiden ist der *Kern* als der Träger der mendelnden Erbeinheiten, der Faktoren oder Gene, erkannt worden.

Die ersten Hinweise für die Natur des Kerns als wichtigen Erbträgers können hier nur gestreift werden. Es handelt sich dabei teils um mehr oder weniger beweiskräftige Überlegungen, die z. B. auf dem Vergleich der einander ähnlichen Kerngrößen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen mit den einander so unähnlichen Plasmagrößenverhältnissen beruhten, so daß die offenbare Gleichwertigkeit der beiden Eltern in bezug auf die Übertragung ihrer Eigenschaften als auf der Gleichartigkeit des Ei- und Samenkerns beruhend angesehen wurde; teils aber lieferten entwicklungsphysiologisch basierte Vererbungsversuche von HERBST, BOVERI u. a. grundlegende Beweise für die Natur des Kerns als Vererbungsträger.

Der Kern ist aber keine morphologische Einheit. Die Zellforscher hatten seinen wunderbaren Aufbau aus verschiedenen Gebilden untersucht, und vor allem die Chromosomen erschienen nach ihren Untersuchungen als wichtigste Elementargebilde. So kamen schon früh ROUX und WEISMANN dazu, in den *Chromosomen* die Erbträger des Kernes zu sehen.

Aber erst nachdem Zellforscher und Entwicklungsphysiologen zu den geschilderten Ansichten gekommen waren, entstand die Vererbungsforschung als exakte Wissenschaft. Mit der Entdek-

[1] Vortrag auf der 91. Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte in Königsberg in einer kombinierten Sitzung von Abteilungen beider Hauptgruppen.

kung der genauen Gesetzmäßigkeiten der Übertragung von Eigenschaften mußten die Anforderungen an das Verhalten derjenigen morphologischen Gebilde, die als Vererbungsträger gelten sollten, erheblich gesteigert werden. Ihr Verhalten mußte *in allen Einzelheiten* diesen Gesetzmäßigkeiten entsprechen.

Bekanntlich haben in den Jahren 1903/4 SUTTON und BOVERI gezeigt, daß die Chromosomen den Anforderungen Genüge leisteten, welche die wenige Jahre vorher entdeckten MENDELschen Regeln stellten (CORRENS hatte dasselbe im Prinzip bereits 1902 erkannt). Diese MENDELschen Gesetzmäßigkeiten besagen, daß man als Ursachen der Unterschiede zweier miteinander zu kreuzender Organismen *Erbfaktoren* anzunehmen hat, die sich paarweise entsprechen, so bei der Kreuzung gelbe Erbse × grüne Erbse etwa ein Faktor A für gelb und ein Faktor a für grün. Bei der Kreuzung entsteht der F_1-Bastard, der A von dem einen und a von dem andern Elter erhält, also die Konstitution A a aufweist. Die Spaltungsregel erfordert dann, daß bei der Keimzellenbildung des Bastards sich die beiden einander entsprechenden Erbfaktoren voneinander trennen, so daß Keimzellen entweder mit A oder mit a entstehen. Kreuzt man nun zwei Individuen, die sich in mehr als einem Merkmal unterscheiden, so gilt für jedes einzelne Merkmal das bisher Besprochene. Betrachten wir z. B. die Kreuzung gelbe, hochwüchsige × grüne niedrigwüchsige Erbse, so müssen wir für jedes der beiden Merkmalspaare ein Faktorenpaar annehmen: gelb—grün = A—a; hoch—niedrig = B—b. Der Bastard erhält dann die Konstitution Aa Bb (Fig. 1). Nun erfordert die Spaltungsregel wieder, daß bei der Keimzellenbildung eine Trennung der homologen Erbfaktoren vor sich geht; es entstehen Keimzellen entweder mit A oder mit a und entweder mit B oder mit b. Die zweite Mendel-Regel besagt nun, daß eine freie Kombination der verschiedenen Erbfaktoren bei der Keimzellenbildung erfolgt: In die Zelle mit A kann entweder B oder b und entsprechend in die Zelle mit a entweder b oder B gelangen. So entstehen vier Keimzellensorten, und zwar zu gleichen Teilen: AB, ab, Ab, aB. Alle MENDELschen Zahlenverhältnisse gehen auf diese beiden Gesetzmäßigkeiten, die Spaltung der heterozygoten Erbanlagen und die freie Kombination, zurück.

Die obenerwähnten Forscher zeigten nun, daß das Verhalten der Chromosomen bei den Reifeteilungen, wie sie bei der Keimzellenbildung zu beobachten sind, völlig dem der Erbfaktoren entspricht (Fig. 2). Die Chromosomen sind in homologen Paaren vorhanden, und die Chromosomenpaare jedes Bastards bestehen aus je einem väterlichen und mütterlichen Chromosom. Bei den Reifeteilungen trennen sich die Partner eines Paares, aber die Trennung verläuft für jedes Paar unabhängig, so daß alle möglichen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen in die Keimzellen des Bastards hineingelangen. Wenn man nun die Annahme macht (Fig. 3), daß die Erbfaktoren an die Chromosomen gebunden oder in ihnen enthalten sind, und daß die verschiedenen Faktorenpaare an verschiedene Chromosomenpaare gebunden sind, so hat man die Verbindung der Genetik mit der Zytologie hergestellt und in dem Chromosomenmechanismus den Mechanismus der Erbanlagenübertragung gefunden: Die Spaltung der Faktoren ist ein Ausdruck der Trennung väterlicher und mütterlicher Chromosomen in jedem Chromosomenpaare während der Reifeteilungen, und die freie Kombination der Erbfaktoren ist ein Ausdruck der freien Kombination der Chromosomen verschiedener Paare.

Diese Grundlage der Chromosomentheorie der Vererbung erscheint außerordentlich überzeugend. Es könnten aber von zwei verschiedenen Seiten Einwände gegen ihre Beweiskraft gemacht werden. Einerseits könnte die Allgemeingültigkeit der MENDELschen Regeln bezweifelt werden, und andererseits könnte man die Existenz des geschilderten Chromosomenmechanismus bestreiten. Dieser zweite Einwand war nur durch besonders glückliche Umstände zu entkräften. Die eine Voraussetzung der Ansicht, daß die Chromosomen Träger der von Zellgeneration zu Zellgeneration und von Individuengeneration zu Individuengeneration weitergegebenen Erbfaktoren sind, ist, daß ein Chromosom, das ja nach jeder Teilung bei der Bildung des „Ruhekerns" unsichtbar wird, genau einem Chromosom entspricht, das bei der nächsten Teilung wieder zum Vorschein kommt. Mit anderen Worten: Die Chromosomen müssen ihre Kontinuität bewahren. Für diese besonders von BOVERI ausgebaute Theorie der Erhaltung der Individualität der Chromosomen konnten, der Natur der Sachlage gemäß, nur Indizien angeführt werden. Es ist aber geglückt, diesen Indizienbeweis lückenlos zu führen. Noch besser steht es mit den anderen cytologischen Voraussetzungen, daß es nämlich wirklich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen sind, die sich paarweise bei den Reifeteilungen voneinander trennen, und daß die Chromosomen verschiedener Paare sich wirklich beliebig miteinander kombinieren. Diese Beweise für die Trennung der homologen Chromosomen eines Paares sind an Organismen erbracht worden, bei denen die verschiedenen Chromosomenpaare morphologisch voneinander unterschieden werden können, und man fand durch lückenlose Seriierung der cytologischen Bilder, daß je zwei als homologe morphologisch erkennbare Chromosomen bei den Reifeteilungen zusammenkommen und sich dann voneinander trennen und in verschiedene Keimzellen gelangen. Und die Beweise für die freie Kombination der elterlichen Chromosomen lieferten Organismen, bei denen die verschiedenen Chromosomenpaare wieder morphologisch unterscheidbar waren, und bei denen *außerdem* auch die homologen Partner eines Paares sich durch kleine Unterschiede auszeichneten (CAROTHERS, SEILER). Dort konnte man dann etwa feststellen, daß der Bastard von jedem Elter u. a. ein kurzes und ein langes Chromosom erhält, von denen das kurze Chromosom des einen Elters gerade war,

während dasjenige des anderen Elters ein wenig gebogen war und von denen das lange Chromosom des ersten Elters glatt und das des anderen eine Einkerbung aufwies. Bei der Keimzellbildung eines solchen Bastards (Fig. 4) war nun direkt zu beobachten, daß die von der Theorie geforderten Kombinationen zu gleichen Teilen entstanden: kurz glatt, lang glatt; kurz gebogen, lang gekerbt; kurz glatt, lang gekerbt und kurz gebogen, lang glatt.

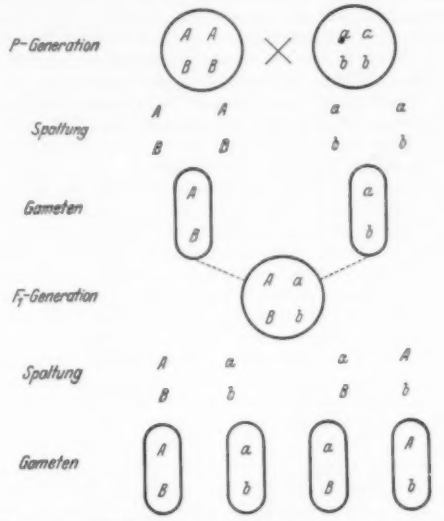


Fig. 1. Das Verhalten zweier Faktorenpaare Aa Bb in zwei P-Individuen der Konstitution AABB und aabb und in dem F_1-Bastard.

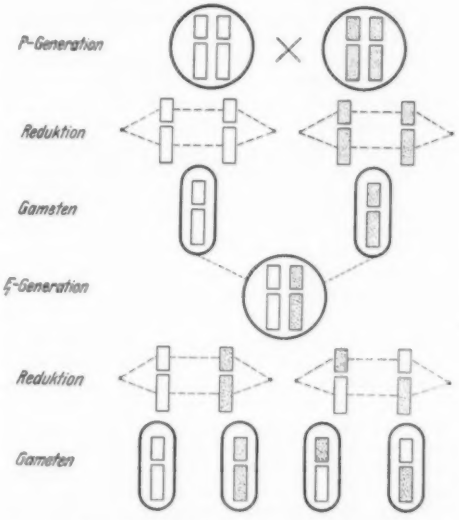


Fig. 2. Das Verhalten zweier Chromosomenpaare in zwei *P*-Individuen und in dem F_1-Bastard. Die Chromosomen des einen Elters sind punktiert, die des anderen leer gezeichnet.

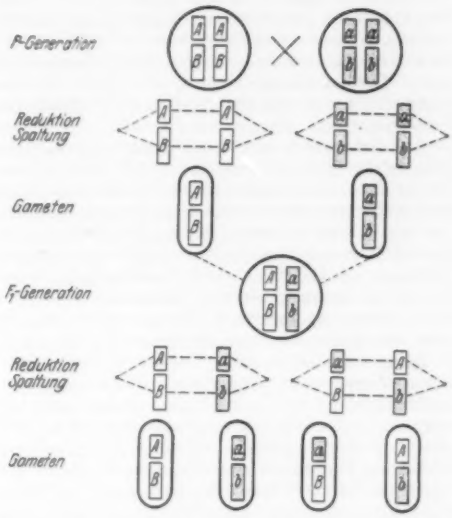


Fig. 3. Eine Kombination der Figuren 1 und 2. Das Verhalten der Erbanlagen und der Chromosomen entspricht einander.

Damit waren die Einwände auf cytologischem Gebiet entkräftet. Genetisch zeigte sich zwar, daß die Gültigkeit der Mendel-Regeln beschränkt war, doch soll uns dies erst später beschäftigen. Soweit die Mendel-Regeln galten, so weit entsprachen die Chromosomen also den Anforderungen als Vererbungsträger.

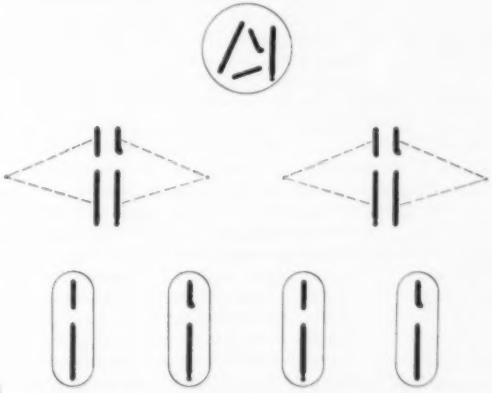


Fig. 4. Die Gametenbildung eines Bastards mit zwei Chromosomenpaaren, deren homologe Partner morphologische Unterschiede aufweisen.

Von einem *Beweis* für die Chromosomentheorie der Vererbung konnte aber noch nicht gesprochen werden. Wenn es auch höchst unwahrscheinlich war, so war es doch möglich, daß der Parallelismus zwischen Chromosomenverhalten und Erbgeschehen nur zufällig war, und daß die beiden Vorgänge unabhängig waren. Hier setzte die Arbeit der letzten beiden Jahrzehnte ein, die mit der vollständigen Sicherstellung der Theorie beendet werden konnte. Die Arbeitsmethoden bestanden dabei in dem Nachweis, daß einerseits Besonderheiten in dem Chromosomenverhalten stets von denjenigen Besonderheiten des Erbganges begleitet waren, die man nach den cytologischen Besonderheiten erwarten mußte, und daß andererseits genetische Besonderheiten stets mit solchen cytologischen Besonderheiten zusammen vorkamen, wie man sie nach dem abnormen Erbgang erwarten mußte. Der Parallelismus zwischen *normalem* Chromosomengeschehen und *normalem* Erbgang konnte noch als zufällig angesehen werden, der Parallelismus zwischen den zahlreichen *abnormen* Vorgängen auf der einen Seite und den *abnormen* Vorgängen auf der anderen Seite ließ nur noch die Möglichkeit zu, daß es sich in beiden Vorgängen um verschiedene Seiten desselben Geschehens handelte.

Nur wenige Beispiele seien herausgegriffen: Die ursprüngliche Formulierung der Mendel-Regeln hatte den Zeitpunkt der Faktorenspaltung und -kombination in die Zeit der Gametenbildung verlegt. Die Chromosomentheorie jedoch mußte das Wesentliche nicht in der Bildung von Geschlechtszellen, sondern in der *Reduktionsteilung* sehen. Nun kennt man aber Organismen, bei denen die Reduktionsteilung gar nicht mit der Gametenbildung zusammenfällt, sondern an einer ganz anderen Stelle im Entwicklungscyclus liegt. Hierher gehören z. B. die Moose und Pilze. Ein Laubmoos macht zwei Generationen durch, ehe sein Entwicklungscyclus geschlossen ist. Auf den Mosspflänzchen entstehen die Keimzellen. Aus ihrem Befruchtungsprodukt erwächst die gestielte Mooskapsel, in der Sporen entstehen, und aus denen schließlich wieder eine Moospflanze wird. Die cytologische Untersuchung zeigte, daß die Reduktionsteilung nicht bei der *Gameten*bildung, sondern bei der *Sporen*bildung vor sich geht. Die Sporen erhalten daher, wie sonst (bei den Blütenpflanzen und den Tieren) die Gameten, die einfache Chromosomenzahl, und auch das Moospflänzchen, das aus den Einzelsporen entsteht, enthält die einfache Chromosomenzahl. Bei der Gametenbildung erfolgt keine Reduktion der Chromosomenzahl, und durch die Befruchtung erst entsteht wieder die sporentragende Generation mit der doppelten Chromosomenzahl. Aus diesen von der Norm der höheren Organismen abweichenden cytologischen Verhältnissen konnte man nun auf Grund der Chromosomentheorie vorhersagen, *daß* man einen von der Norm abweichenden Erbgang finden würde, und *wie* dieder Erbgang beschaffen sein mußte. Man mußte erwarten, daß die Aufspaltung der Erbfaktoren nicht bei der Gametenbildung, sondern bei der Sporenbildung erfolgt, und daß die Moospflänzchen, als aus den Sporen durch einfache Differenzierungsvorgänge entstandene Gebilde, wie die Sporen selbst nur *einen* Faktor jedes Faktorenpaares, A oder a und B oder b enthalten, also auch nur *eine* Sorte, nämlich ihnen gleicher Gameten erzeugen. Alle diese „Erwartungen sind bei den Moosen (v. WETTSTEIN) und ceteris paribus an verschiedenen anderen Organismen erfüllt worden.

Noch eindrucksvoller vielleicht als die Möglichkeit von Vorhersagen auf genetischem Gebiet aus cytologischen Tatsachen wirkt das umgekehrte Verfahren. Das beste Beispiel bietet hier die kleine Fliege *Drosophila melanogaster*, deren Vererbung in Hunderten von Generationen und an über zwanzig Millionen von Individuen untersucht werden konnte. Diese Vererbungsstudien betrafen dabei zu einem wesentlichen Teile die normalen Vorgänge. In seltenen Fällen jedoch zeigten sich Abweichungen im Vererbungsgang von solcher Art, daß man annehmen mußte, daß auch Abweichungen in dem Verhalten der Chromosomen vorlagen. Meist wiesen die genetischen Ergebnisse auf das Fehlen bestimmter Erbfaktoren hin oder auf ihr überzähliges Vorhandensein, so daß nicht ein Paar AA von Faktoren, sondern nur ein Faktor A oder etwa drei Glieder AAA nachzuweisen waren. Wenn die Chromosomen die Träger dieser Erbfaktoren sind, so mußte man in diesen Fällen abnormen Erbverhaltens erwarten, daß unter dem Mikroskop sichtbare Abweichungen bestehen mußten: Bestimmte Chromosomen mußten statt in der Normalzahl 2 nur einmal oder etwa dreimal vorhanden sein. Diese Voraussagen konnten aufs glänzendste bestätigt werden (Fig. 5). Wenn Sie sich vorstellen, daß in zahlreichen normalen Fliegen die Chromosomen untersucht worden sind und sich stets die normale Chromosomenzahl acht ergeben hat, während bei anderen Fliegen, die sich von den normalen gewöhnlich nicht mehr unterschieden als die verschiedenen normalen Rassen untereinander, mit unfehlbarem Erfolg prophezeit werden konnte, daß sie bestimmte Chromosomen zuwenig oder zuviel enthielten, so wird Ihnen die Stärke dieser Beweise klarwerden.

Dabei ist übrigens der Ton sowohl auf den Nachweis überzähliger Chromosomen überhaupt als auch auf den Nachweis *bestimmter* überzähliger Chromosomen zu legen. Denn die Theorie verlangt ja, daß die verschiedenen unabhängig voneinander vererbten Faktoren in verschiedenen Chromosomen liegen, so daß die genetischen Abweichungen, die bei der Übertragung verschiedener unabhängiger Faktoren beobachtet wurden, auf abweichenden Zahlen verschiedener Chromosomen beruhen mußten.

Nur noch ein letztes Beispiel sei angeführt, ehe wir von der bisher behandelten allgemeinen Chromosomentheorie zu spezielleren Ausgestaltungen übergehen. In einigen wenigen Fällen von Artbastardierungen ergab sich, falls die F_1-Bastarde überhaupt

fertil waren, ein Ausbleiben der Aufspaltung der Erbfaktoren, also ein Versagen der MENDELschen Spaltungsregel. Aber auch diese merkwürdige Abweichung von der Norm fand ihre vollständige Erklärung in der chromosomalen Grundlage des Erbgeschehens (FEDERLEY): In diesen Fällen nämlich unterblieb eine Reduktion der Chromosomenzahl bei der Keimzellenbildung. Der Norm: Faktorenspaltung = Chromosomenreduktion war damit die vom Normalen abweichende, aber logisch gleichwertige Beziehung: Keine Faktorenspaltung = keine Chromosomenreduktion an die Seite gestellt worden.

Durch die allgemeine Chromosomentheorie der Vererbung war also die Natur des Kerns als Vererbungsträger, und im besonderen die der Chromosomen als Träger der mendelnden Erbfaktoren begründet worden. Es gehört aber zu den bemerkenswertesten Leistungen der Theorie, daß sie uns auch Auskunft über die *Feinstruktur der Chromosomen* zu geben vermochte. Auch diese Erkenntnisse entsprangen Verhältnissen, bei denen der Erbgang von den MENDELschen Gesetzen abweicht. Während aber die vorher besprochenen Fälle echte Ausnahmen von der Regelmäßigkeit des Erbgeschehens darstellten, bestehen die jetzt zu behandelnden Abweichungen in regelmäßigen Vorkommnissen, die zu einer wesentlichen Erweiterung der ursprünglichen Vererbungsgesetze führten. BATESON und PUNNETT entdeckten bei der Wicke, daß es Erbfaktoren gibt, die nicht voneinander unabhängig vererbt werden. Betrachtet man z. B. zwei Paare von solchen Erbfaktoren Mm und Nn, so bildet ein Bastard der Konstitution Mm Nn, der durch Kreuzung zweier Eltern MMNN × mmnn entstanden war, die vier Arten von Keimzellen nicht in gleicher Anzahl, wie es bei freier Kombination zu erwarten wäre, sondern es entstehen in der Mehrzahl wieder die elterlichen Kombinationen MN und mn und nur in geringerer Zahl die Neukombinationen Mn und mn. BATESON und PUNNETT bezeichneten dieses Verhalten als Faktorenkoppelung, da diejenigen Faktoren, die von den Eltern in den Bastard gemeinsam übertragen worden waren (MN und mn), ein Bestreben zeigten, gekoppelt weitervererbt zu zu werden. MORGAN schließlich gab für die bei vielen Organismen aufgefundene Faktorenkoppelung eine Erklärung, die jetzt allgemein angenommen worden ist. Er gab dem Begriff „Koppelung" eine materielle Bedeutung durch die Annahme, daß gekoppelte Erbfaktoren an dasselbe Chromosom gebunden seien, und daß also ein Chromosom verschiedene Erbfaktoren enthalte (Fig. 6). Diese Annahme, die schon von BOVERI vorausgesehen war, bedeutet eine notwendige Folgerung der allgemeinen Chromosomentheorie der Vererbung. Denn wenn die Erbfaktoren an die Chromosomen gebunden sind, so muß, bei ihrer erfahrungsgemäß großen Zahl und der oft geringen Zahl der Chromosomen, pro Chromosom mehr als ein Erbfaktor vorhanden sein. Die Beweise für die Richtigkeit der Annahme sind, wieder bei *Drosophila*, aber auch z. B. bei dem Stechapfel *Datura* so begründet, wie die oben besprochenen; ja, es handelt sich dabei eigentlich um dieselben

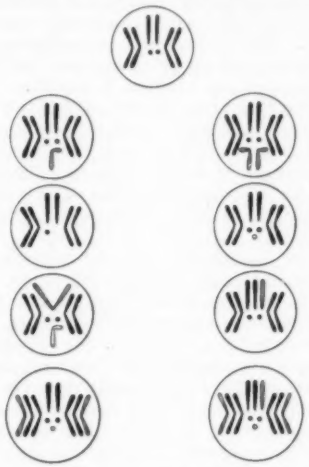


Fig. 5. Oben: Chromosomensatz eines normalen Weibchens von *Drosophila melanogaster*. Darunter: Chromosomensätze einiger Chromosomenaberranten. 1. Reihe: 1 oder 2 Y-Chromosomen sind überzählig. 2. Reihe: Ein Mikrochromosom fehlt („Haplo-IV") oder ist überzählig („Triplo-IV"). 3. Reihe: Links: Die beiden X-Chromosomen sind an den Enden miteinander verschmolzen. Außerdem ist ein überzähliges Y-Chromosom vorhanden. Rechts: Ein X-Chromosom ist überzählig („Überweibchen"). 4. Reihe: Links: Ein Chromosom jeder Sorte, mit Ausnahme des X-Chromosoms, ist überzählig („Intersex"). Rechts: Ein Chromosom jeder Sorte ist überzählig (Triploides Weibchen).

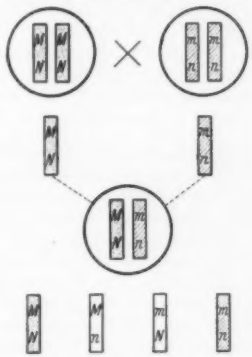


Fig. 6. Kreuzung zweier Individuen MM NN und mm nn und Keimzellenbildung des Bastards. M und N bzw. m und n sind miteinander gekoppelt, d. h. sie liegen zusammen in *einem* Chromosom. Der Bastard bildet hauptsächlich Gameten mit den elterlichen Konstitutionen MN und mn, dazu außerdem Gameten mit den Neukombinationen Mn und mN.

Beweise. Denn wenn aus dem abnormen Erbgang eines Faktors und dem Vorhandensein einer diesem Erbgang entsprechenden Chromosomenaberration gefolgert wird, daß der Faktor in dem bestimmten, cytologisch sichtbaren Chromosom lokalisiert ist, so ist dieser Beweis stets nicht nur für einen einzigen Faktor, sondern — gleichzeitig oder nacheinander — für ganze Serien von miteinander gekoppelten Faktoren geführt worden. Damit aber ist für jede Gruppe gekoppelter Faktoren gezeigt, daß sie je alle an dasselbe Chromosom gebunden sind.

Ein anderes Beweisverfahren liegt in der folgenden Überlegung: Wenn Faktorenkoppelung auf gemeinsamer Lokalisation in einem Chromosom beruht, so müssen sich sämtliche Faktoren eines Organismus nach ihrem Erbverhalten in so viele Gruppen einteilen lassen, als es Chromosomenpaare gibt. Die Mitglieder jeder Gruppe müssen *untereinander Koppelung* zeigen, aber mit den Mitgliedern *anderer* Gruppen *unabhängige*, der zweiten Mendel-Regel folgende Kombination. Bei den wenigen Organismen, bei denen die Erbanalyse weit genug vorgeschritten ist, hat sich diese wichtige Folgerung von der Gleichheit der Zahl der Koppelungsgruppen mit der Zahl der Chromosomenpaare bestätigen lassen.

	Koppelungsgruppen	Chromosomenpaare
Dros. melanogaster	4	4
Dros. simulans	4	4
Dros. virilis	6	6
Dros. obscura	5	5
Dros. willistoni	3	3
Lathyrus odoratus	7	7

Einige Widersprüche, vor allem bei der Erbse, werden sich sicherlich noch aufklären lassen.

Durch die MORGANsche Koppelungstheorie war die Tatsache des Zusammenbleibens von Faktoren im Erbgang befriedigend geklärt. Wie wir jedoch sahen, ist die Koppelung in vielen Fällen nicht vollständig. Die Keimzellen des Bastards Mm Nn erhielten zwar überwiegend die ursprüngliche Kombination MN und mn, aber in einem gewissen Prozentsatz entstanden trotz der Koppelung die Neukombinationen Mn und mN. Hier war also die Koppelung durchbrochen worden. Wie nun weitere Versuche zeigten, bestand jetzt in den *Neu*kombinationen zwischen M und n und m und N eine Koppelung, und zwar in derselben Stärke, wie vorher zwischen M und N und m und n. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß eine Neukombination bei gekoppelten Genen darauf beruht, daß in einem Chromosom, das ursprünglich etwa M und N enthielt, später statt des Faktors M oder N ein Faktor vorhanden ist, der sich wie ein ursprünglich in dem homologen Chromosom (mn) enthaltener Faktor verhält. Es gibt zwei verschiedene Möglichkeiten dafür, wie diese Durchbrechung der Koppelung zustande kommen kann. Es ist erstens möglich, daß sich die Erbfaktoren in einer Heterozygoten Mm Nn in bestimmten Prozentsätzen ineinander verwandeln können, so daß M zu m und m zu M sowie N zu n und n zu N wird. Wenn diese Verwandlung in gewisser Weise für jedes Genpaar unabhängig ist, so würde dann z. B. in einem Chromosom mit MN durch Verwandlung von M die Neukombination mN oder durch Verwandlung von N die Neukombination Mn entstehen können. Diese ganz neuerdings von dem Hamburger Botaniker WINKLER aufgestellte „Konversionstheorie" ist jedoch nicht in der Lage, die bei den bisher am besten untersuchten Organismen bestehenden Koppelungsverhältnisse zu erklären. Sie führt nämlich notwendigerweise zu der unmöglichen Annahme — wie hier nicht näher ausgeführt werden kann — daß sich Erbfaktoren in ein Nichts verwandeln und ebenso aus dem Nichts entstehen können.

Damit bleibt nur die zweite Möglichkeit, die Koppelungserscheinungen zu erklären: Die Neukombinationen gekoppelter Erbfaktoren entstehen dadurch, daß ein Faktor (etwa M) in dem einen Chromosom durch den homologen Faktor (m) in dem anderen homologen Chromosom *materiell ersetzt* wird. Über die Art, wie dieser Ersatz vor sich geht, gibt uns die von MORGAN und STURTEVANT begründete Austauschtheorie Auskunft. Nach dieser Theorie wird angenommen, daß die Chromosomen während bestimmter Stadien in Teile zerfallen, und daß zwischen homologen Chromosomen die Teile ausgetauscht werden können. Mit den ausgetauschten Chromosomenstücken werden dann gleichzeitig die in ihnen enthaltenen Erbfaktoren ausgetauscht.

In der Gestaltung, die der Theorie durch ihre Urheber gegeben worden ist, leistet sie nun noch mehr als eine Erklärung für die Tatsache der Neukombinationen gekoppelter Gene, also des Faktorenaustauschs, zu geben. Sie gibt auch eine Erklärung dafür, warum zwischen zwei Faktorenpaaren Mm und Nn der Austausch einen bestimmten anderen Prozentsatz beträgt als etwa zwischen den Faktorenpaaren Mn und Oo oder zwischen Pp und Rr. Wenn man nämlich mit MORGAN-STURTEVANT annimmt, daß die Erbfaktoren in den Chromosomen linear angeordnet sind, — etwa wie Perlen in einer Perlenkette oder wie Erbsen in einer Schote — dann ist die Wahrscheinlichkeit eines Bruches zwischen zwei Genen ceteris paribus proportional der Entfernung der beiden Gene voneinander: Je weiter sie voneinander entfernt liegen, desto häufiger wird es vorkommen, daß ein Bruch zwischen ihnen erfolgt. Damit liefert uns der Prozentsatz der Neukombinationen gekoppelter Gene, den wir im Vererbungsversuch feststellen, einen Einblick in die submikroskopische Anordnung der Gene in den Chromosomen. Auf Grund dieser Theorie ist es möglich gewesen, Karten der Chromosomen zu entwerfen, in denen die verschiedenen Erbfaktoren hintereinander angeordnet sind, und ihre Abstände den Rekombinationswerten entsprechen.

Welche Beweise gibt es nun dafür, daß diese Vorstellung über die Anordnung der Erbfaktoren richtig ist? Man könnte hier zuerst anführen, daß die Theorie in der Lage ist, die zahlreichen verwickelten Koppelungsbeziehungen auf einfache Weise zu

erklären. Ein solcher Hinweis ist aber natürlich nicht beweisend, da ja damit nur die Brauchbarkeit, nicht aber die Richtigkeit der Theorie dargelegt werden kann. Schon etwas höhere Bedeutung besitzt die Tatsache, daß die Theorie auch abnorme Koppelungsbeziehungen, die bei der Aufstellung der Theorie noch unbekannt waren, aufs einfachste verständlich machen kann. Wesentlich sind jedoch erst die Fälle, in denen es möglich gewesen ist, auf Grund der Theorie der linearen Anordnung der Gene, die ja ursprünglich nur auf Grund von zahlenmäßigen Beziehungen aufgestellt worden war, Schlüsse auf cytologisch sichtbare ungewöhnliche Verhältnisse zu ziehen. Es wurde also damit dasselbe Verfahren eingeschlagen, wie wir es oben bei der Beweisführung für die allgemeine Chromosomentheorie der Vererbung schilderten.

Der erste Fall, bei dem ein solcher Beweis für die Theorie der Linearanordnung geführt werden konnte, bestand in der Auffindung einer dauernden, cytologisch sichtbaren Anheftung eines Chromosomenteiles an ein anderes Chromosom. Wie alle Beweise für diese Theorie, wurde er an *Drosophila* geliefert. Es war festgestellt worden, daß das Y-Chromosom einen Faktor enthält, der in einer bestimmten Rasse die Borsten der Fliegen lang macht. Da das Y-Chromosom normalerweise nur in den Zellen des Männchens vorhanden ist, so sind in dieser Rasse alle Männchen langborstig, alle Weibchen dagegen kurzborstig. Nun war bereits festgestellt worden, daß der in dem Y-Chromosom enthaltene Faktor auch im Weibchen wirksam ist, wenn im Gefolge einer der schon seit langem bekannten Störungen in den Reifeteilungen Weibchen entstehen, die außer ihren beiden X-Chromosomen noch ein Y-Chromosom enthalten. Der Beweis dafür war derart geführt worden, daß bei langborstigen Weibchen, die unerwarteterweise in einer Zucht kurzborstiger Weibchen auftreten, die Anwesenheit eines Hemmungsfaktors für kurzborstig angenommen wurde. Als man nun untersuchte, mit welchen Faktoren aus den bekannten vier Koppelungsgruppen des Weibchens der Hemmungsfaktor gekoppelt war, d. h. in welchem Chromosom er lag, fand man, daß er unabhängig von allen vier Koppelungsgruppen vererbt wurde, d. h. daß er keinem der vier normalerweise im Weibchen vorhandenen Chromosomenpaare angehörte. Eine cytologische Untersuchung der langborstigen Ausnahmeweibchen zeigte nun einwandfrei die Anwesenheit eines überzähligen Y-Chromosoms (ihren kurzborstigen Schwestern fehlte es), und so war die Lokalisation des Hemmungsfaktors im Y-Chromosom erwiesen.

In einigen besonderen Fällen des Auftretens unerwarteterweise langborstiger Weibchen nahm aber die Analyse einen anderen Gang. Es stellte sich nämlich heraus, daß der Hemmungsfaktor für kurze Borsten hier so vererbt wurde, als ob er an das X-Chromosom gebunden wäre. Damit ergab sich die Aufgabe, den Faktor in bezug auf die anderen bekannten Faktoren des X-Chromosoms zu lokalisieren, d. h. festzustellen, an welcher Stelle auf der Karte des X-Chromosoms der Hemmungsfaktor einzutragen ist. Es stellte sich heraus, daß diese Stelle an einem *Ende* des X-Chromosoms war, und zwar an *dem* Ende, an dem sich zufällig auch der Faktor für kurzborstig normalerweise befindet. Es lag nahe, in dem Träger des Hemmungsfaktors wieder das Y-Chromosom zu sehen, so daß man annehmen mußte, daß die langborstigen Weibchen wieder ein überzähliges Y-Chromosom enthalten, das aber diesmal nicht frei, sondern mit dem X-Chromosom verbunden war. Die cytologische Bestätigung dieser Annahme würde einen neuen Beweis für die allgemeine Chromosomentheorie bedeutet haben. Die Voraussagen der cytologischen Befunde auf Grund der genetischen gingen aber weiter. Wenn die Chromosomenkarten ein Abbild der realen Anordnung der Erbfaktoren in den Chromosomen bedeuteten, wenn also die Theorie der linearen Genanordnung richtig war, dann müßte man aus der Koppelungsanalyse folgern können, an welcher Stelle das Y-Chromosom an das X-Chromosom angeheftet war. Wir sahen, daß die Anheftung an einem *Ende* erfolgen mußte. Nun konnte schließlich auch vorhergesagt werden, an *welchem* Ende, dem der Zellmitte zu- oder abgewandten, diese Anheftung erfolgt sein mußte, da ANDERSON auf Grund rein zahlenmäßiger, genetischer Analysen zu dem Schluß gekommen war, daß das Gen „kurzborstig" an dem inneren Ende des X-Chromosoms liegen müsse. Alle Voraussagen trafen ein: An dem inneren Ende des X-Chromosoms erwies sich ein Y-Chromosom angeheftet[1].

Diesem Beweis für die Theorie der Linearanordnung sind in den letzten Jahren mehrere andere gefolgt, seitdem MULLER gezeigt hat, daß sich mit Hilfe der Röntgenstrahlen die Chromosomen zerbrechen lassen, wobei sich die Bruchstücke öfters an andere Chromosomen anheften. In allen diesen Fällen konnte auf Grund der Austauschanalyse vorhergesagt werden, daß das mikroskopische Bild das Fehlen eines bestimmten Chromosomenteiles an einem bestimmten Chromosom zeigen würde, sowie die Anheftung dieses Chromosomenteiles an ein bestimmtes anderes Chromosom. So fanden MULLER und PAINTER in einem Falle, daß alle Gene der sog. *dritten* Koppelungsgruppe, die auf der Chromosomenkarte links von einem nahe der Mitte gelegenen Punkte lagen, nicht mehr mit den anderen Genen dieser Koppelungsgruppe vererbt wurden, sondern plötzlich gekoppelt mit den Genen der *zweiten* Koppelungsgruppe erschienen, und zwar so, als ob sie an einem Ende der Karte des zweiten Chromosoms lokalisiert waren. Wieder zeigte sich, daß die auf Grund der Linearitheorie konstruierten abnormen Chromosomenkarten Abbilder der realen Verhältnisse sind: Die cytologische Untersuchung zeigte nämlich, daß dem einen langen Chromosom

[1] Wie aus hier nicht näher zu beschreibenden genetischen Tatsachen hervorgeht, war nicht die Anheftung eines ganzen Y-Chromosoms, sondern nur eines Teiles zu erwarten. Tatsächlich erwies sich nur der lange Arm des zweischenkligen Y-Chromosoms als angeheftet.

fast die Hälfte fehlte, und daß das fehlende Stück einem langen Chromosom des anderen Paares am Ende angefügt war (Fig. 7a). In anderen Fällen ergab die genetische Analyse Koppelung von Gengruppen der zweiten oder dritten Koppelungsgruppe an das X-Chromosom (Fig. 7b), oder von Stücken eines X-Chromosoms an ein anderes; in wieder anderen war aus der Koppelungsanalyse zu folgern, daß ein großes Mittelstück des X-Chromosoms weggefallen sein mußte (Fig. 7c). Stets bestätigte die cytologische Untersuchung die

a b c

Fig. 7. Einige durch Röntgenbestrahlung hervorgerufene Chromosomenaberranten bei *Drosophila melanogaster*. a) Einem Autosom fehlt ein großes Stück, das einem Autosom des anderen Paares angeheftet wurde. b) Einem X-Chromosom ist ein (autosomales) Stück angeheftet worden. c) Ein Weibchen aus der in Fig. 5 gezeigten Rasse mit verbundenen X-Chromosomen und einem Y-Chromosom, das außerdem ein X-Chromosom enthält, dem ein Mittelstück fehlt. (Nach MULLER und PAINTER; verändert.)

Richtigkeit der Theorie. Dabei ergab sich übrigens noch eine, nicht unerwartete Erkenntnis: Die relative Länge der verschiedenen Bruchstücke stimmte bei dem Vergleich der cytologischen und der genetischen Ergebnisse nur unvollkommen überein; eine verhältnismäßig lange Strecke auf der Chromosomenkarte konnte z. B. durch ein verhältnismäßig kurzes Chromosomenstück repräsentiert sein. Damit ist aber nur bestätigt, was bereits nach verschiedenen Indizien vermutet wurde, daß nämlich die Häufigkeit der bei dem Austausch normalerweise vorkommenden Chromosomenbrüche in verschiedenen Regionen nicht gleich groß ist. Da aber als das Maß der Entfernung auf den Chromosomenkarten die Bruchhäufigkeit dient, so müssen z. B. Strecken, auf denen verhältnismäßig häufig Brüche vor sich gehen, länger erscheinen als solche, auf denen die Brüche seltener erfolgen.

Durch diese Ergebnisse ist also sichtbar bewiesen, daß Erbfaktoren, die auf Grund der Koppelungsanalyse beieinander lokalisiert wurden, in den realen Chromosomen beieinander ihren Sitz haben. Damit ist auch eine Grundvoraussetzung der spezielleren Chromosomentheorie des Austauschs bewiesen, daß nämlich verschiedene Chromosomenteile qualitativ verschieden sind. Noch sinnfälliger ist dieser Beweis vielleicht mit einer etwas anderen Methode geführt worden. Es wurden, wieder bei *Drosophila*, Männchen gefunden, die steril waren und diese Sterilität konnte auf eine abnorme Beschaffenheit des Y-Chromosoms zurückgeführt werden. Statt eines normalen Y-Chromosoms mit zwei verschieden langen Schenkeln, deren Länge im Verhältnis 1:2 zueinander steht, bestand das abnorme Y-Chromosom aus zwei gleich langen Schenkeln, die je so lang wie der kürzere Schenkel des normalen Y-Chromosoms waren (Fig. 8). Es war also die distale Hälfte des langen Schenkels verlorengegangen. Die Sterilität der Männchen beruhte nun *entweder* darauf, daß dem gleichschenkligen Y-Chromosom ein von dem verbliebenen Rest qualitativ verschiedenes Chromosomenstück fehlte, dessen Funktion die Ermöglichung der Männchenfertilität ist, *oder* es konnte auch der rein quantitative Mangel an Y-Chromosomensubstanz an der Sterilität schuld sein. Die Prüfung der beiden Möglichkeiten geschah durch Untersuchung der Fertilitätsverhältnisse von Männchen, die zwei abnorme, gleichschenklige Y-Chromosomen besaßen. Diese enthielten genügend Y-Chromosomenquantität: $2 \times 2/3 = 4/3$ eines normalen Y-Chromosoms (einem gleichschenkligen Y-Chromosom fehlt etwa ein Drittel der Masse eines normalen Y-Chromosoms). Wenn daher die ungenügende *Quantität* die oben besprochene Sterilität verursacht hatte, dann sollten diese Männchen jetzt fertil sein. Ein *qualitativer* Mangel dagegen war natürlich durch Verdoppelung des abnormen Chromosoms nicht wettzumachen. Bei dem Versuch erwiesen sich auch die Männchen mit zwei abnormen Y-Chromosomen als steril. Damit war gezeigt, daß diesen Chromosomen ein qualitativ wichtiger Teil fehlte. Nun könnte man einwenden, daß die Sterilität der Männchen mit zwei abnormen Chromosomen möglicherweise an dem Überschuß an Y-Chromosomensubstanz — 4/3 statt normalerweise 3/3 = 1 — liege. Dieser Einwand läßt sich auf verschiedene Weise entkräften. Am klarsten ist wohl der folgende Versuch: Wie wir früher gesehen hatten, gibt es noch eine andere Aberration des Y-Chromosoms, nämlich den langen Arm, der an das X-Chromosom angeheftet ist. Es stellte sich heraus, daß Männchen, die kein freies Y-Chromosom, sondern nur den langen Arm enthalten, ebenfalls steril sind. Man mußte also annehmen, daß auch der ihnen fehlende kurze Arm für die Fertilität notwendig sei. Diese Annahme und der oben angeführte Einwand konnte nun dadurch geprüft werden, daß Männchen auf ihre Fertilitätsverhältnisse hin untersucht wurden, die sowohl den angehefteten Arm als auch das gleichschenklige Y-Chromosom enthielten. Auch diese Männchen enthielten $2 \times 2/3$ der Y-Chromosomenquantität eines normalen Männchens. Waren alle Annahmen zutreffend, so mußten aber diese Männchen *fertil* sein, da der lange Arm in seiner einen Hälfte den Teil darstellte, der dem gleichschenkligen Y-Chromosom fehlte, so daß auf diese Weise in den Männchen ein vollständiges Y-Chromosom vorhanden war. In

a b

Fig. 8. *Drosophila melanogaster*. a) Normales Y-Chromosom. b) Abnormes gleichschenkliges Y-Chromosom.

der Tat waren die Männchen dieser besonderen Konstitution trotz ihres Quantitätsüberschusses an Y-Chromosomensubstanz fertil. Damit war also ein direkter Beweis dafür gegeben, daß die verschiedenen Teile des Y-Chromosoms qualitativ verschieden sind. Ihren Ausdruck fanden diese Erkenntnisse in der Konstruktion einer Karte des Y-Chromosoms (Fig. 9). Die distale Hälfte des langen Schenkels enthält einen Fertilitätsfaktor oder -faktorenkomplex K_1, und der kurze Schenkel einen anderen Fertilitätsfaktor oder -faktorenkomplex K_2. Da außerdem sowohl der lange Arm als auch das gleichschenklige Chromosom den oben erwähnten Faktor für lange Borsten enthalten ($+^{bb}$), wurde geschlossen, daß dieser Faktor in dem beiden Chromosomenbruchteilen gemeinsamen Teil, d. h. in dem Mittelstück des normalen Y-Chromosoms liegt. Alle diese Schlüsse konnten übrigens neuerdings nochmals bestätigt werden, als ein neues Bruchstück des Y-Chromosoms, das Mittelstück, entdeckt und in verschiedensten Kombinationen mit den anderen Bruchstücken untersucht worden war (unveröffentlichte Versuche).

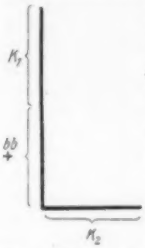


Fig. 9. Karte des Y-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*.

Damit sind wir am Ziele angelangt, in Umrissen darzustellen, was wir über die Konstitution des Kerns, und d. h. der Chromosomen, als Vererbungsträger wissen. Wir können diese Kenntnisse noch einmal zusammenfassen, indem wir feststellen:

Die Chromosomen sind die Träger der Erbfaktoren, die wir im Mendel-Versuch — in seiner weitesten Bedeutung genommen — verfolgen. In verschiedenen Chromosomen sind verschiedene Erbfaktoren lokalisiert, und auch verschiedene Teile eines Chromosoms unterscheiden sich durch den Besitz verschiedener Erbfaktoren. Die Erbfaktoren sind in den Chromosomen linear angeordnet.

Zum Schluß müssen wir uns aber noch fragen, wie weit uns diese Erkenntnis von der Natur des Kerns als Erbträger führt, wenn wir von ihrer morphologischen Bedeutung absehen. Da müssen wir uns klar sein, daß das Vererbungsproblem zwei verschiedene Fragestellungen enthält:

1. Wie werden die Eigenschaften vererbt, durch die sich die Eltern unterscheiden?

2. Wie kommt es, daß aus einem Ei immer derselbe Organismentypus wie der der Eltern entsteht?

Nur auf die erste Frage geben uns die geschilderten Erkenntnisse über die Natur des Kerns als Erbträgers eine — formelle, auf den *Mechanismus* der Übertragung bezügliche — Antwort. Die Lösung der zweiten Frage dagegen kann mit Hilfe des Kreuzungsversuches überhaupt nicht in Angriff genommen werden, da man ja nur immer Organismen desselben Typus miteinander kreuzen kann. Hier sind daher verschiedene, zur Zeit nur mehr oder weniger wahrscheinlich zu machende Hypothesen möglich. Man kann annehmen, daß der Kern auch der Träger der allgemeinen Faktoren ist, die es bedingen, daß ein Ei wieder den Elterntypus aus sich hervorgehen läßt (MORGAN, GOLDSCHMIDT u. a.), oder man kann im Plasma den Träger der allgemein-spezifischen Struktur sehen (WINKLER u. a.).

Daß das Plasma auch an der Übertragung von Unterschieden mit einander kreuzbarer Individuen beteiligt sein kann, ist seit einigen Jahren sicher, wenn auch sicherlich die bei weitem überwiegende Mehrzahl aller Unterschiede auf den Genen des Kerns beruht. Würde das Plasma der Träger der allgemein-spezifischen Struktur sein, so bestände die Rolle der Erbfaktoren des Kerns etwa nur darin, eine der verschiedenen, im Plasma bereits vorgebildeten Entwicklungslinien — etwa runde Samen *oder* eckige Samen, lange Flügel *oder* kurze Flügel — auszuwählen, oder es wäre anzunehmen, daß das Plasma die Organe sozusagen im Rohbau herstellt, und daß die Erbfaktoren nur die spezielle Ausgestaltung und Fertigstellung bedingen. Wenn man aber z. B. sieht, daß ein einfacher Erbfaktor an Stelle eines Fühlers von *Drosophila* einen Fuß hervorbringen kann oder die gesamte Struktur des dritten Thorakalsegmentes in die eines zweiten Segments verwandeln kann, so scheint mir das doch ein Hinweis dafür zu sein, daß die Gene wirklich sehr *wesentliche* Formbildner sind. Auch wissen wir von einigen Fällen, daß die Gene bereits sehr früh in der Entwicklung des Eies, ja bereits vor der Befruchtung in Tätigkeit treten können. Wenn wir also zwar nicht beweisen können, daß der Kern den alleinigen Träger der Vererbung darstellt, so ist doch sicher, daß er eine sehr große Bedeutung als Vererbungsträger besitzt.

Der Königsberger Stammbaum des Pflanzenreichs.

Von CARL MEZ, Königsberg i. Pr.

KANT (Kritik der Urteilskraft) hat als erster den Gedanken an eine Monophylie des gesamten organischen Lebens ausgesprochen. Wieweit er damit der Zeit vorausgeeilt war, geht daraus hervor, daß HAECKEL, der konsequenteste Verfechter des Deszendenzgedankens, zum Aufbau seines Systems eine ganze Anzahl von durch Urzeugung entstandenen Organismen annahm. Wenn heute KANTS kühnes Gedankengebäude mehr und mehr die Anerkennung der Biologen findet, so ist dies nicht zum wenigsten ein Erfolg des „Königsberger Stammbaums", des zusammenfassenden Ergebnisses einer im Königsberger Botanischen Institut durchgeführten mehr als zwanzigjährigen serodiagnostischen Sammelforschung, die ein klares und widerspruchsloses Bild von der Entwicklung

des gesamten Pflanzenreichs von den niedersten bis zu den meist abgeleiteten Formen zeichnet und auch den Ursprung des von grünen Algen abstammenden Tierreichs angibt.

Die Ergebnisse der botanisch-serodiagnostischen Forschung wurden mit Hilfe der einfachen und verhältnismäßig unempfindlichen serologischen Methoden der Präcipitation und der Konglutination gewonnen. Denn es kam uns darauf an, Serumreaktionen zu bekommen, die über die Grenzen der engeren Formenkreise herausreichten und sich auf verwandte, aber doch anerkanntermaßen verschiedene Pflanzenfamilien erstreckten. Durch hochgetriebene Immunisation von Kaninchen usw. können solche weitreichenden Sera erhalten werden. Auch in der Zoologie sind derartige, in abgestufter Stärke, z. B. über den ganzen Säugetierstamm sich erstreckende Serumreaktionen bekanntgeworden.

Eine ganze Anzahl von „Sicherungen" der gewonnenen Ergebnisse waren vor deren Anerkennung notwendig. Zunächst werden alle Reaktionen „blind" angestellt, d. h. mit dem Untersucher jeweils unbekannten, nur durch Nummern bezeichneten Pflanzenpulvern. Dies hat zum Ergebnis, daß bei der Ablesung jede Voreingenommenheit ausgeschaltet wird. Dann muß Reziprozität vorhanden sein, d. h. es muß gefordert werden, daß jede von einem Immunisationszentrum aus erreichte Form, nun ihrerseits zum Reaktionszentrum gemacht, mit der Ausgangsform wieder reagiert. Fügen wir hinzu, daß bei zwischen zwei Immunisationszentren gelegenen Formenkreisen jede mit beiden Reaktionen geben muß, daß eine niedrigerstehende Form zwar noch die nächsthöhere, aber nicht mehr die höchste Form bei der Reaktion erreicht, und stellen wir die derart erhaltenen Ergebnisse in Form eines Stammbaums zusammen, so muß dieser in allen Einzelheiten, durch Hunderte von Gegen- und Parallelreaktionen verifiziert, die Eiweißverwandtschaft der einzelnen Formen ausdrücken. Diese Figur, aus Hunderttausenden von Reaktionsergebnissen zusammengesetzt, ist der Königsberger Stammbaum des Pflanzenreichs. Er fordert für sich als Ergebnis sorgfältigster induktiver Forschung die Beachtung, die jedes ernste, nach Wahrheit strebende Bemühen verlangen darf. Mit einem gefühlsmäßigen Ablehnen ist es nicht getan. An vielen Stellen haben sich bisher nur von einzelnen vertretene Anschauungen über die Verwandtschaft der Pflanzen bewahrheitet, an wenigen, aber wichtigen anderen Stellen haben sich neue Anschauungen über die Deszendenz ergeben.

Bei unseren ausgebreiteten Forschungen über die Serumreaktionen haben wir die in der Medizin wohlbekannte Erscheinung, daß jedes Eiweiß, als Antigen verwendet, sein spezifisches Immunserum erzeugt, gleichfalls in ausgedehntestem Maße beobachtet. Wir haben daraus geschlossen, daß die Immunstoffe keine tiereigenen Körper sind, sondern durch in den Blutbahnen vorhandene abbauende Fermente aus den Antigenen entstehen. Die für die Verwandtschaftsreaktionen bestimmenden Körper können auch in vitro durch frisches, aktives Rinderserum aus den pflanzlichen Eiweißkörpern erzeugt werden.

Zur Immunisation der Tiere haben wir zunächst Eiweiß aus Samen verwendet; sehr bald konnten wir den Satz beweisen, daß das gesamte Eiweiß einer Pflanze artspezifisch ist, und daß die Erzeugung der Antisera um so sicherer und besser erfolgt, je weniger Ballast unwirksamer Körper mit dem Antigen eingespritzt wird. Wir sind dazu übergegangen, nur noch junge und jüngste Pflanzenteile zur Immunisation in Anwendung zu bringen, weil in diesen das Eiweißmaterial besonders rein zur Verfügung steht. Jedenfalls haben wir mit diesem Vorgehen die Anwendung toter Reserveeiweiße und auch der in den Samen besonders reichlich vorhandenen Lipoide vermieden und sind vor vielen Täuschungen bewahrt geblieben. Ob unsere Anschauung, daß das Idioplasma (die Kerne) der Zellen der Träger der spezifischen Verwandtschaftsreaktionen sei, richtig ist, konnten wir auf dem von uns eingeschlagenen Weg noch nicht beweisen, weil wir plasmafreies Zellkerneiweiß nicht kennen. Doch ist es neuerdings MORITZ gelungen, mit Hilfe der Anaphylaxie einen pflanzlichen Bastard serologisch zu analysieren und beide Eltern nebeneinander nachzuweisen. Sollten sich diese Versuche bestätigen, so wäre damit, nach den Anschauungen der Vererbungsforschung, die Lokalisation der artspezifischen Verwandtschaftsreaktionen im Idioplasma zumindest sehr wahrscheinlich gemacht.

Bei der Immunisation legen wir ganz besonderes Gewicht darauf, das Antigen vor seiner Anwendung durch mehrmalige Alkohol- und Ätherextraktion von seinen Lipoiden zu befreien. Wir hatten dies Vorgehen zunächst angewendet, um für die Tiere giftige Substanzen zu beseitigen. Sehr bald bemerkten wir, daß derart vorbehandeltes Material zu besonders störungsfreien und typischen Versuchen führte. Die Erklärung dafür verdanken wir den Untersuchungen von LANDSTEINER. Dieser hat gezeigt, daß Lipoide für sich allein nicht zur Immunisation führen, wohl aber dann, wenn sie zugleich mit beliebigen Eiweißstoffen injiziert werden. Dann wirken sie als „Haptene" und geben bei der Reaktion mit Lipoiden typisch erscheinende Präcipitationen. Derartige Haptenreaktionen brauchen aber, angesichts der Möglichkeit, daß Lipoide als relativ einfach gebaute Körper dem Gesetz der Irreversibilität nicht in gleichem Maße wie die Eiweißstoffe unterworfen sind, keine wirklichen Verwandtschaftsreaktionen zu sein. Werden sie mit solchen verwechselt, so kommen völlig falsche Ergebnisse heraus, vor denen wir, ohne ihren Grund zu kennen, durch die Extraktionsvorbereitung der Antigene glücklich verschont geblieben sind.

Unsere serologischen Verwandtschaftsuntersuchungen wurden zunächst von der Fachwelt mit

Reserve aufgenommen; die Forschungsmethode war den Botanikern zu fremd, um sie sofort zur Anwendung zu bringen. Auch sind die technischen Schwierigkeiten nicht zu verkennen: auch in der mit solchen Untersuchungen viel vertrauteren Medizin haben die ABDERHALDENschen Abwehrfermente bei der Nachprüfung nur in besonders zuverlässigen Händen ihre Bestätigung erfahren. Wir leben ja in der Zeit des Kritizismus, in der nicht der Entdecker, sondern erst der Bestätiger die Ernte einbringt: so ist es auch der botanischen Serodiagnostik gegangen. Hier ist insbesondere die in Berlin-Dahlem durch GILG und SCHUERHOFF durchgeführte Sammelforschung zu erwähnen, welche zu von den unseren völlig abweichenden Ergebnissen gelangte und immer wieder und wieder festzustellen sich bemühte, daß die Serumreaktionen in so vielen Fällen versagen, daß die Methode zur Feststellung von Verwandtschaften unbrauchbar sei.

Die Gegner haben vielfach Eindruck gemacht und bewirkt, daß unser System gegenwärtig zwar in allgemeiner Diskussion steht, aber noch keineswegs durchgedrungen ist.

Dabei hat die Opposition immer wieder und wieder behauptet, daß sie, genau nach unseren Vorschriften arbeitend, die Methode nachgeprüft habe. Erst neuestens mußte sie sich durch MORITZ (Kiel) sagen lassen, daß die Arbeitsmethoden einerseits in Dahlem, andererseits in Königsberg völlig verschieden sind; daß die Dahlemer Ergebnisse keinerlei experimentellen Wert besitzen. Zu völlig demselben Resultat ist bei der Nachprüfung BOOM (Wageningen) gekommen. Von beiden Autoren wird festgestellt, daß die Unterlassung der Alkoholextraktion seitens der GILG-SCHUERHOFFschen Schule zu den allergrößten Abweichungen in den Ergebnissen führen mußte; daß diese Unterlassung auch bestimmend war für die Anwendung von Reaktionen gerade innerhalb der starken Konzentrationen, vor denen wir immer gewarnt haben. In starker Konzentration geben alle möglichen Eiweißlösungen miteinander Fällungen; die Spezifität der Verwandtschaftsreaktionen beginnt erst bei schwachen Lösungen (hohem Titer) sich zu äußern.

Wird genau und ohne Voreingenommenheit nach unserer Methode gearbeitet, so ergeben sich auch unsere Resultate: das hat BOOM gezeigt.

Durch die serodiagnostische Forschung wurden auf dem Weg der Biochemie zunächst bezüglich großer Teile des Systems die auf Grund der Morphologie gewonnenen Ergebnisse der bisherigen Systematik bestätigt; bei dem induktiven Vorgehen unserer Arbeiten waren diese mit der „Communis opinio" übereinstimmenden Reaktionen die Grundlage für unsere Beurteilung der Brauchbarkeit und der Leistungsfähigkeit der Methode gewesen. An anderen Stellen aber ergaben sich Differenzen gegenüber den bisher aufgestellten Systemen. Da aber diese Systeme teilweise grundverschieden sind, konnten wir bei unseren Darlegungen, was die Übereinstimmung mit der Morphologie betrifft, uns bald auf den einen, bald auf den anderen morphologischen Autor berufen, und nur an ganz wenigen Stellen mußten wir völlig neue Wege gehen. Durch unsere botanische Serodiagnostik hat das Irreversibilitätsgesetz seine letzte Ausarbeitung und Begründung erhalten. Angesichts der unendlichen Komplexheit der lebendigen Substanz ist bei der Weiterentwicklung der Organismen die Rückkehr zu früher durchlaufenen Eiweißstadien eine absolute Unmöglichkeit. Damit ist der Gedanke einer Eiweißkonvergenz aus der vernünftigen Überlegung ausgeschaltet. Da die lebendige Substanz den Organismenkörper, also die Morphologie, bestimmt, können wir bei der Verwendung der Eiweißqualitäten für die systematische Anordnung auch die morphologischen Konvergenzen erkennen. Die Entscheidung der Frage, welche morphologischen Gestaltungen auf Blutsverwandtschaft schließen lassen, welche nur Konvergenzen darstellen, läßt sich mit Hilfe der Serodiagnostik in jedem Fall einwandfrei treffen. Auch ist, vom Satz der Irreversibilität ausgehend, in jedem Fall durch Reaktionen mit den nahestehenden Formen mit Sicherheit feststellbar, welche morphologisch einfachen Gestaltungen primitiv und welche reduziert sind. Mit der Erkennung der Konvergenzen und Reduktionen sind die beiden für die morphologische Forschung in sehr vielen Fällen unüberwindlichen Klippen der Systembildung überwunden, und das natürliche System gewinnt die feste Begründung, welche es für das Pflanzenreich im „Königsberger Stammbaum" zusammengefaßt nun besitzt.

Mit Recht muß als Vorbedingung für die Verwendung der Serodiagnostik behufs Aufstellung des Systems verlangt werden, daß ihre Ergebnisse unzweideutig und übereinstimmend sind, und zweitens daß sie nirgends der morphologischen Forschung offenkundig widersprechen. Die erste dieser Forderungen war das Thema repugnandum von GILG-SCHUERHOFF; diese haben Schiffbruch erlitten.

Bezüglich der Übereinstimmung der serodiagnostischen Ergebnisse mit der Morphologie sind wir in der angenehmen Lage, in jedem Einzelfall Morphologen auf unserer Seite zitieren zu können, die, unabhängig von jeder Serologie und lange vor unserer Forschung, dieselben Anschauungen vertreten. Daß sie vielfach mit ihren Ansichten nicht durchgedrungen sind, beweist nicht deren Unrichtigkeit. Wir haben aber bei unseren neueren Arbeiten nicht mehr allein die Literatur zitiert, weil wir merken mußten, daß in unserer so sehr rasch arbeitenden Zeit niemand die zitierten Bücher wirklich nachgeschlagen hat, sondern wir mußten dazu übergehen, selbst durch Betonung der Morphologie deren Übereinstimmung mit der Serodiagnostik jeweils im einzelnen zu beweisen. Die Serologie ist imstande, ein Urteil über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit morphologischer

Abstraktionen zu geben: sie dient bei unserer Systembildung als heuristisches Prinzip, welches die morphologischen Verknüpfungen auf ihre Richtigkeit zu prüfen erlaubt.

Nur wenige Einzelfragen, welche die serodiagnostische Forschung gelöst hat, können hier angeführt werden; es versteht sich von selbst, daß wir dabei solche von allgemeinerer Bedeutung hervorheben. Von größter Wichtigkeit für unsere Vorstellungen von der Entwicklung des organischen Reiches sind die Ergebnisse, die bezüglich des Hauptstammes des Pflanzenreichs und bezüglich der Abzweigungen der größten Äste desselben gewonnen wurden. Haben wir die Abzweigungen fixiert, so ist die Anordnung der folgenden Familien auf den Ästen in den allermeisten Fällen relativ einfach.

Den Beginn des Lebens machen von den Organismen, die wir heute noch in der Hand haben, die autobiontischen, d. h. sich rein mit anorganischem Material ernährenden Bakterien. Auf ihre Ursprünglichkeit hat schon lange HUEPPE hingewiesen. Sie besitzen noch keinen Zellkern, sind also „Moneren" und stets mit Zellmembran versehen. An sie schließen sich, fast untrennbar durch die *Chlorobacteria* verbunden, die Schizophyceen mit blaugrünem, assimilierendem Farbstoff, gleichfalls mit Zellmembran versehene Moneren. Von den einfachsten einzelligen und kugeligen Formen dieser Schizophyceen (Gesetz des Unspezialisierten, welches besagt, daß die Weiterentwicklung niemals von den morphologisch differenzierten Spezialisten ausgeht) leiten sich direkt die niedersten Grünalgen ab, wesentlich durch eine andere Farbtönung (reines Chlorophyll) verschieden, in ihren niedersten Formen (*Chlorella*), wie es scheint, gleichfalls noch ohne typisch differenzierte Zellkerne.

Mit dieser im wesentlichen die Anschauungen von FERD. COHN, DE BARY und CHODAT entsprechenden Entwicklungsreihe lehnen wir die stammesgeschichtliche Ursprünglichkeit der membranlosen, durch Geißeln selbstbeweglichen Flagellaten ab. Kein einziges Flagellat hat den Monerenzellbau der wirklich einfachen Schizophyten; die membranlosen, selbstbeweglichen Stadien treten erst bei der Weiterentwicklung der behäuteten, mit Zellkernen versehenen Chlorophyceen (Grünalgen) als Fortpflanzungsorgane auf. Bleiben diese Organe, neotenisch auf dem Jugendstadium beharrend und damit die Möglichkeiten der bewegten Lebensweise ausnützend, dauernd bestehen, so gestatten sie anerkanntermaßen die stammesgeschichtliche Ableitung des Tierreiches. Damit wird der Ursprung des Tierreiches auf bereits ziemlich hoch ausgebildete grüne Algen zurückgeführt; die phylogenetische Reihe geht über die *Heterocontae*. Diese Anschauungen werden unter den Zoologen auch von FRANZ vertreten.

Die den Hauptstamm des Pflanzenreichs über die Schizophyten nach oben bildende und durch gleich große Geißeln der Fortpflanzungszellen charakterisierte Reihe der monergiden Grünalgen entwickelt sich auf der Basis der Fadengestalt durch Ausbildung von vielzelligen, oft verzweigten Individuen und durch von der Isogamie zur Oogamie gehende sexuelle Differenziation in die Höhe und bildet schließlich den Übergang zu den Moosen. Von diesem Hauptstamm der Algen gehen vier riesengroße Zweige ab: die Conjugaten, die Heterokonten, die Rotalgen und der *Polyergidales*-Zweig.

Über den Ansatz der Heterokonten, welche durch ungleich lange Bewegungsgeißeln und durch Reichtum der Assimilationsträger an gelben Carotinen sich auszeichnen, an die Chlorophyceen in der Nähe von *Ulothrix* ist ein Zweifel nicht möglich. Die Basalfamilie der *Heterocontae*, nämlich die *Tribonemataceae*, werden heute noch von vielen Autoren (so neuestens von FRITSCH) überhaupt noch zu den *Ulotrichaceae* gerechnet; die ungleichen Geißeln sowie die immer weitere Vermehrung der Carotine, welche schließlich zu den typischen gelben bzw. braunen assimilierenden Farbstoffen der Chrysophyceen und Phäophyceen führt, lassen die Ableitung der letzteren aus den niederen Heterokonten begründet erscheinen. Auch die Chrysomonaden und die Diatomeen gehören, in welcher Anschauung wir durch PASCHER unterstützt werden, zum Heterokontenzweig der Algen, der an seinen Endentwicklungen eine große Zahl zur Einzelligkeit reduzierter, selbstbeweglicher Formen hervorgebracht hat. Wie oben bemerkt, geht auf solche, und zwar pleiophyletisch, das Tierreich zurück.

Der Conjugatenzweig unterscheidet sich von den Grünalgen allein durch die Kopulation der geißellosen Gameten innerhalb von Zellhüllen. Diese Eigenschaft kann als durch Landleben erworben verstanden werden. Sonst aber sind die Charaktere der niederen Conjugaten, nämlich der *Zygnemataceae*, mit denen der *Ulotrichales* im wesentlichen identisch: fadenförmiger Aufbau, Isogamie, reines Chlorophyll, plattenförmige Chromatophoren, zweischaliger Membranbau beweisen dies. Auch die Conjugaten stellen im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung eine Reduktionsreihe derart dar, daß die abgeleiteten Formen (*Desmidiaceae*) zum Einzelleben der Zellen übergehen.

Der Rhodophyceenzweig ist durch die Erwerbung des charakteristischen roten Farbstoffs, der neben dem Chlorophyll besteht, von den Chlorophyceen verschieden. Auch zeichnet sich dieser Zweig, wie die Conjugaten, durch geißellose Fortpflanzungszellen aus. Wie wir den Ursprung dieses großen Zweiges serologisch bei *Ulotrichales* mit flächenförmiger Thallusausbildung gefunden haben, wird der gleiche Ursprung auch von dem morphologischen ersten Kenner der Gruppe, von SCHMITZ, angenommen. Diese Rotalgen stellen eine überaus große progressive Entwicklung der Algen dar.

Der *Polyergidales*zweig, in seinen unteren und mittelhohen Repräsentanten durch die poly-

energiden Zellen ausgezeichnet, schließt sich anerkanntermaßen gleichfalls an die *Ulotrichales* an, mit denen er das reine Chlorophyll und die beiden gleichen Geißeln der Fortpflanzungszellen gemeinsam hat. Dieser Systemzweig zeigt, wie derjenige der Heterokonten, ein ganz auffälliges Vorschreiten vom Augenblick ab, wo er zu heterobiontischer Lebensweise übergeht. Die überraschend mannigfaltige Entwicklung der bezüglich der Ernährung günstiger gestellten Heterobionten gegenüber ihren autobiontischen Ahnen ist bekannt; die besten Beispiele liefert das Reich der an die *Vaucheriaceae* anschließenden Pilze sowie die von EICHLER als „*Hysterophyta*" zusammengefaßte Reihe der apetalen Parasiten. Aus der Ableitung der *Oomycetes* von den *Vaucheriaceae* als Spitze der *Polyergidales* geht hervor, daß die niedersten Pilzformen mit Mycel sowie mit normaler sexueller Fortpflanzung versehen sind. Eine zunächst als Reduktionsreihe, nachher als rapide Progression der zum Landleben übergehenden Pilze sich einstellende Entwicklung führt lückenlos von den Oomyceten zu den Zygomyceten sowie weiter zu den Ascomyceten und Basidiomyceten. Unter den letzteren sind die scheinbar einfachsten hochparasitischen Formen, die *Ustilaginaceae* und *Uredinaceae*, als Reduktionsformen zu werten. Die ursprünglichsten Ascomyceten zeigen an die Zygomyceten anschließende Sexualität; die Bildung der x-plus-x-Generation erfolgte dem Irreversibilitätsgesetz entsprechend nach Verlust der noch bei einigen *Protascales* vorhandenen Überzahl der aus der sexuellen Befruchtung hervorgegangenen Fortpflanzungszellen.

Über den Anschluß der *Muscineae* als niedersten Archegoniaten an die *Chlorophyceales* besteht auch morphologisch kein Zweifel. Ihre Isokontie ist der sichere Beweis dafür; ferner zeigt die Entwicklungsgeschichte insbesondere der niederen Lebermoose den trichothallischen Bau des Gametophyten in der Weise, daß die flächige Zellanordnung leicht auf Fadenzweige zurückgeführt werden kann. Die Stellung der *Ricciaceae* als primäre Muscineen ergibt sich aus der Übereinstimmung des Sporophyten mit den *Coleochaetaceae*, wenn auch der Phasenwechsel verschoben ist. Einen direkten Anschluß der *Muscineae* an die *Coleochaetaceae*, die wir der Spitze der *Chlorophyceales* seitlich anfügen, behaupten wir nicht; wir suchen die Ableitung tiefer, bei weniger spezialisierten Formen, etwa nach Art der *Ulotrichales*. Nach diesen Anschauungen sind die *Musci frondosi* als abgeleiteter und neuerer Seitenzweig der *Hepaticae* zu betrachten; die Entwicklungslinie geht innerhalb der *Hepaticae* zu den *Anthocerotaceae* in die Höhe. Letztere bilden den Punkt, von dem aus die Psilophyten ohne Zwang als niederste Gefäßkryptogame erreicht werden.

Die Spaltung der hohen Archegeniaten in die *Polyciliatae* und die *Biciliatae* muß bereits bei den Psilophyten stattgefunden haben. Innerhalb der Polyciliaten führt dann die Blattentwicklung höher. Aus den Appendikulärorganen der *Psilophyta* werden die Schuppenblätter der *Psilotales* und *Equisetales*, darauf, der immer besser werdenden Wasserleitungsfähigkeit der Stelen folgend, die enormen Blattgestaltungen der makrophyllinen Farne. Wie bereits innerhalb der *Equisetales* wurde auch bei den Farnen die Heterosporie, und zwar mindestens zweimal konvergent erworben: von den *Filices eusporangiatae* ausgehend durch die *Cycadofilices* und daran anschließend den *Cycadaceae* und *Gingkoaceae* sowie an der Spitze der *Filices leptosporangiatae* durch die *Hydropterides*.

Schon innerhalb der *Psilophyta* bildet *Asteroxylon* den Übergang zu den biciliaten *Lycopodiales*. Von hier aus geht der Weg anerkanntermaßen durch neuen konvergenten Erwerb der Heterosporie zu den *Selaginellaceae*.

Man braucht ein Nadelholz nur anzusehen, um sich darüber klar zu werden, daß die Coniferen von den *Lycopodiales*, nicht aber von den Farnen abstammen; niedere Formen derselben sind uns in *Cunninghamia* und *Sciadopitys* erhalten. Hier wird die auf die Ligula der Selaginellaceen zurückgehende Fruchtschuppe zum rudimentären Organ und erhält die Funktion des äußeren Integuments der Ovula.

Die primäre Stellung der *Ranales* unter den Angiospermen ist kaum mehr strittig. Acyclischer Blütenbau und anatrope bitegumentäre Ovula lassen die *Ranales* mit Sicherheit an die niederen *Pinaceae* anschließen. Die Hypothesen der Blütenbildung der Angiospermen aus den Blütenständen der *Gnetales* sind völlig abwegig, weil die Blüten der *Amentales*, welche hier angeschlossen werden sollten, als Reduktionen aus reicherem, hermaphroditem Grundplan erkannt und anerkannt sind.

Zwischen den *Ranunculaceae* unter den *Ranales* und den *Rosaceae* unter den *Rosales* bilden allein die Nebenblätter der *Rosaceae* den Unterschied. Dieser ist minimal. Kaum ein anderer Übergang eines phylogenetischen Zweiges ist so klar wie der Ansatz der *Rosales* an die *Ranales*.

Viercyclisches Diagramm und polysteler Stammbau leiten von den *Podophylleae* unter den *Berberidaceae* zu den *Phytolaccaceae* als niederster Centrospermenfamilie über. Die Reduktion der Blüten der Centrospermen bis zu den *Casuarinaceae* hinauf ist schrittweise belegt. Die Parasitenfamilie der *Rafflesiaceae* stammt von den *Balanophoraceae*; ihre „Blüten" sind als metamorphosierte Blütenstände, als Cyathien zu werten.

Der Ursprung der Monokotylen aus den *Ranales* bei den *Nymphaeaceae* ist durch die Bindefamilie der *Ceratophyllaceae*, die ebensogut zu dem Monowie den Dikotylen gerechnet werden können und bereits gerechnet wurden, belegt.

Über den allernächsten Anschluß der Basis des Columniferenastes bei den niederen *Parietales*, die ihrerseits unmerklich in die *Ranales* übergehen, ist heute kein Zweifel mehr. Die Diagrammatik dieses Astes und damit der morphologische Beweis ist durch RUFF dargelegt worden.

Sowohl unter den Centrospermen *(Primulales)*

wie dem Columniferenast (*Ericales*, wie übrigens auch unter den *Saxifragales*) wie als Endentwicklung der *Parietales* treten sympetale Formen auf. Es ist heute anerkannt, daß demnach die Sympetalen pleiophyletisch sind.

Alle diese aus der Morphologie abstrahierten systematischen Folgerungen stehen in völliger Übereinstimmung mit der Serodiagnostik. Mehr und mehr gewinnt unsere Arbeit die Anerkennung der Systematiker, und nur das eine möchte ich ausdrücklich als Wunsch aussprechen, daß unsere Darlegungen nicht nur angenommen, sondern auch als Quellen der Erkenntnis wirklich zitiert werden.

Wenn in den neuesten, als maßgeblich angesehenen Darstellungen in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" nun die *Podostemonaceae* aus der Basis der *Rosales* abgeleitet, wenn die *Droseraceae* zu den *Parietales* gebracht werden und damit ihr Zusammenhang mit den *Saxifragales* negiert wird, so ist dies ein Erfolg und eine Bestätigung unseres Systems; weitere Angleichungen werden folgen, so insbesondere die Überführung der *Limnanthaceae* und *Coriariaceae* zu den *Saxifragales*. Auch der Anschluß der *Ericales* an die *Buxaceae-Empetraceae* und damit an den Columniferenast wird mit Sicherheit folgen. Mögen die kommenden Umstellungen auch ganz stillschweigend und rein aus morphologischen Gründen erfolgen: die Änderungen werden diejenigen sein, welche zuerst durch die Serodiagnostik gefunden wurden.

Mitteilungen aus verschiedenen Gebieten.

Bericht über die Gründung und die erste Tagung der Deutschen Gesellschaft für photographische Forschung (23. bis 25. Mai 1930). Ziel der Gründung ist der engere Zusammenschluß der an der photographischen Forschung beteiligten Kreise. Das Interessengebiet der Gesellschaft umfaßt die Untersuchungen der photochemischen und chemischen Prozesse, soweit sie für die Photographie in Betracht kommen, die Prüfung und Normung der photographischen Materialien und schließlich die wissenschaftlichen Arbeiten auf den einzelnen Anwendungsgebieten der Photographie (Reproduktionstechnik, Photogrammetrie, Astrophotographie, Röntgenphotographie, Kinematographie, Farben- und Tonfilm usw.). Besonders wichtig erscheint diese engere Zusammenarbeit im Hinblick auf den im Jahre 1931 stattfindenden Internationalen Kongreß für Photographie, der alle 3 Jahre stattfindet und diesmal in Dresden tagen wird, so daß es vor allem Sache von uns Deutschen sein wird, für eine würdige Vorbereitung des Kongresses zu sorgen, der vom 3. bis 8. August 1931 tagen wird[1].

Dem umfangreichen Arbeitsgebiet der Gesellschaft entsprach das Programm der 1. Tagung (23. bis 25. Mai). Da in den Fachzeitschriften eingehende Berichte vorliegen, sei hier nur ein Überblick gegeben. Prof. Dr. Goldberg, Dresden, sprach über die „Grenzen und Möglichkeiten der Photographie". Die photographische Platte erweist sich in der Wiedergabe lichtschwacher Objekte dem Auge gegenüber als stark überlegen. Bezüglich des Auflösungsvermögens erhofft sich der Vortragende weitere Verbesserung. Es kommt dabei nicht so sehr darauf an, die Korngröße herabzusetzen, als die Koagulation der Körner zu vermeiden. Stark unterlegen ist die photographische Wiedergabe dem Auge in der Bewältigung starker Kontraste. Auf die Fülle weiterer interessanter Einzelheiten kann hier leider nicht eingegangen werden.

Prof. Dr. Eggert, Leipzig, sprach über die physikalisch-chemischen Probleme der Photographie. Als solche sind zunächst zu nennen die Emulsionsbereitung, die Natur der Gelatine, aber auch Fragen der Unterlage (z. B. augenblicklich die Frage des Sicherheitsfilms). Der photographische Prozeß biete selber noch viele Rätsel. Der Vortragende führt noch eine Reihe derartiger Fragen an. Die hohe Empfindlichkeit der Silberhaloide beruht auf der außerordentlichen Entwicklungsfähigkeit nach der Belichtung; die Quantenausbeute ist dabei niedrig. Es ergibt sich die Aufgabe, einen Prozeß ausfindig zu machen, der große Quantenausbeute mit starker Entwicklungsfähigkeit verbindet.

Über die physikalisch-optischen Probleme der Photographie sprach Prof. Dr. R. Luther, Dresden. Der Vortragende erwähnte die Umwälzung in der modernen Physik und meinte, daß selbst in einem so fertigen Gebiet wie dem der geometrischen Optik gewisse Vorstellungen einer Revision bedürfen. Dann ging Herr Luther auf die optischen Verhältnisse in der photographischen Schicht ein. Von der genauen Untersuchung der Reflexion und Absorption in der Schicht ist eine Verbesserung der Empfindlichkeit oder der Zeichnungsschärfe zu erwarten. Die Untersuchungen über das Farbensehen, die seit König und Kries nur relativ geringe Förderung erfahren haben, sind für die Farbenphotographie bedeutungsvoll. Schließlich werden durch den Breitfilm die Untersuchungen über die „Verschmelzungsfrequenz" wieder akut.

Weitere 3 Vorträge von Prof. Dr. R. Luther, Dresden, Prof. Dr. Lehmann, Berlin, Prof. Dr. Pirani, Berlin, behandelten die Normung der sensitometrischen Methoden. Zu normen sind: die Lichtquelle, die Art der Belichtung (zeitliche oder Intensitätsabstufung), die Entwicklung, die Auswertung. Auf den Internationalen Kongressen in Paris 1925 und London 1928 sind diese Fragen schon eingehend behandelt und in einzelnen Punkten genaue Vorschläge gemacht worden. Die Farbtemperatur der Lichtquelle soll 2360° betragen. Vor dieselbe soll ein Tageslichtfilter, welches vom Bureau of Standards ausgearbeitet worden ist, geschaltet werden. Herr Luther hat an der Filterflüssigkeit durch eigene Versuche gewisse Verbesserungen erzielt. Schwierigkeiten bereitet die Konstanthaltung der Farbtemperatur bei Nitralampen. Herr Pirani schlug deshalb in seinem Vortrag die Verwendung von Glimmlampen vor, deren Farbe von der Stromstärke weitgehend unabhängig ist. In der Frage: Zeit- oder Intensitätsskala befürworten die Herren Luther und Lehmann die Intensitätsskala. Herr Lehmann behandelte einige Fragen, die mit der Herstellung der Intensitätsskala zusammenhängen. Ausführlicher wurde noch die Auswertung (zahlenmäßige Angabe der Empfindlichkeit und Gradation) besprochen, die eine der wichtigsten Fragen der Sensitometrie darstellt. In der Diskussion wurde betont, daß es zunächst nicht so sehr auf eine wissenschaftlich erschöpfende Auswertung ankomme als darauf, daß die Empfindlichkeit der Materialien in möglichst einfacher, aber eindeutiger und für den Praktiker ausreichender Weise charakterisiert wird. Die weitere Bearbeitung aller

[1] Ein Bericht über den vorigen Kongreß, London 1928, erschien in dieser Z. **17**, 1009 (1929).

einschlägigen Fragen wurde einem Sonderausschuß überwiesen.

Zwei Vorträge von Prof. Dr. F. WEIGERT, Leipzig, und Regierungsrat Dr. W. NODDACK, Berlin, galten der Theorie des latenten Bildes. Herr WEIGERT schilderte seine interessanten Versuche über die Wirkung von polarisiertem Licht auf Silberhaloide und verschiedene Farbstoffe, auf Grund deren er glaubt, eine „Micellartheorie" des latenten Bildes aufstellen zu müssen[1]. Es soll für die Entwickelbarkeit weniger auf das Vorhandensein von Silber als auf die durch das Licht beeinflußte Struktur des Systems Silber-Halogensilber ankommen. Herr NODDACK gab einen Überblick über die Experimente, die zu der bisher als gültig angesehenen „Keimtheorie" des latenten Bildes geführt haben. Diese Theorie steht, wie Herr NODDACK meint, auch mit den von Herrn WEIGERT geschilderten neuen Experimenten keineswegs in Widerspruch. — Anschließend sprach Herr Dr. KIESER, Beuel a. Rh. über die photographischen Eigenschaften der Gelatine. Es handelt sich hier um Fragen, die für die Emulsionsbereitung von ausschlaggebender Wichtigkeit sind, die jedoch vor allem rein fachliches Interesse besitzen und deshalb hier nicht näher berührt werden sollen.

Die weiteren Vorträge behandelten die angewandte Photographie. Über die photographischen Probleme des Tonfilms sprachen die Herren Dr. H. LICHTE, Berlin, Prof. Dr. J. EGGERT, Leipzig, und Prof. Dr. E. GOLDBERG, Dresden. Herr LICHTE behandelte vor allem die elektro-optischen Probleme der Tonaufnahme und Tonwiedergabe[2], Herr EGGERT den Einfluß von Gradation und Auflösungsvermögen des Films auf die Tonwiedergabe[3]. Herr GOLDBERG demonstrierte u. a. im Experiment den Einfluß der Filmbehandlung (Entwicklung, Verstärkung usw.) auf Bild- und Tonwiedergabe. Über die Fortschritte der medizinischen und technischen Röntgenphotographie sprach Herr Dr. H. FRANKE, Hamburg. Besonders interessant war seine Schilderung der Entwicklung der Röntgenröhre, deren Etappen die Einführung der Antikathode, der Glühkathode, des Strichfokus und der drehbaren Antikathode darstellen. Über Hochfrequenzkinematographie sprachen die Herren Dipl.-Ing. SCHARDIN, Charlottenburg, in Vertretung von Geheimrat Prof. Dr. C. CRANZ, Charlottenburg, und Dir. Dr. H. JOACHIM, Dresden. Herr SCHARDIN schilderte die Entwicklung der bekannten CRANZschen Funkenmethode, mit der es neuerdings gelungen ist, ungefähr 10 Einzelbilder in weniger als 10^{-8} sec aufzunehmen[4]. Herr JOACHIM trug über die Entwicklung der Zeitlupe vor bis zum modernen Zeiss-Ikon-Aufnahmegerät mit der Frequenz von 1500 Bildern pro Sekunde.

Den Abschluß der Tagung bildeten ein geselliges Beisammensein und ein gemeinsamer Ausflug.

E. HEISENBERG.

Der VIII. Internationale Kongreß für Photographie findet statt in Dresden, vom 3. bis 8. August 1931. Vgl. das vorstehende Referat. Anfragen sind zu richten an: Prof. Dr. R. LUTHER, Dresden-A. 20, Paradiesstr. 6b.

Neue Wege der Geographie. (Eröffnungsansprache der Abteilung Geographie der Tagung der Deutschen Naturforscher und Ärzte im September 1930 in Königsberg i. Pr.) Methodische Zeit- und Streitfragen kommen in keiner Wissenschaft zur Ruhe. Sie zeigen ihren Entwicklungsgang, ihr natürliches, gesundes Wachsen. Sie bewegen sich in Extremen oder wurzeln fest im wahren, tatsächlichen Inhalt der betreffenden Wissenschaft. Daß die landschaftskundliche Methode zu diesen letzteren gehört, beweist seit der Jahrhundertwende, also seit drei Jahrzehnten, jedes bessere geographische Werk, das sich mit irgendeinem Teil der Erdoberfläche beschäftigt. Aber auch schon im vorigen Jahrhundert spielte das „geographische Individuum", also ein Vorläufer der „natürlichen Landschaft", eine Rolle, und diese Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges der einzelnen Erscheinungen der Erdoberfläche in solchen geographischen Individuen hat ja auch gerade A. v. HUMBOLDT und C. RITTER zu Begründern der modernen Geographie werden lassen.

Das beginnende 20. Jahrhundert zeigte dann, wie alle geographischen Darstellungen ihren Schwerpunkt ganz auf die natürlichen Einzellandschaften legten. Diese Wandlung vollzog sich nicht nur in deutschen, sondern auch in englischen, französischen usw. Länderkunden. In Deutschland sprach man dabei von „geographischen Einzellandschaften" oder „Landschaften", in England und Frankreich von „Regionen", in Rußland, schon 1900, von „geographischen Provinzen".

Dies war der erste Schritt auf dem Wege zur Landschaftskunde.

Einen zweiten bildeten die bald einsetzenden Versuche, nicht nur einzelne Länder, also künstlich umgrenzte, politische Ausschnitte der Erdoberfläche, darzustellen, sondern die ganze Erde in natürliche Teile zu gliedern und diese natürlichen Teile als solche zu beschreiben. Mit diesem letzteren, also der Beschreibung der größten natürlichen Landschaften, begann aber die landschaftskundliche Auffassung nicht nur eine in der Länderkunde angewandte Methode zu sein, sondern Selbstzweck, d. h. ein Teilgebiet oder eine besondere Disziplin im Rahmen der wissenschaftlichen Geographie zu werden. Die ersten Versuche einer Gliederung der Erde in große natürliche Landschaften stammen insbesondere von HERBERTSON (1905), HETTNER (1908), TAYLOR und UNSTEAD (1910—13). Eine sehr rohe und oberflächliche Gliederung bot auch BANSE (1912). Die natürlichen Landschaften schon als Selbstzweck wurden besonders von PASSARGE (1913) behandelt. Seine methodischen Erörterungen über „vergleichende Landschaftsgeographie" erweiterten zum Teil das, was vordem unter „vergleichender Erdkunde" verstanden wurde. Sehr wertvoll für diesen sich neu entwickelnden Zweig der Geographie war das 1913 erschienene Werk von SCHIMPER, „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage". GRADMANN veröffentlichte 1916 einen Aufsatz über „Wüsten und Steppen". Vorläufer solcher Darstellungen großer natürlicher Landschaften hatte es aber auch schon gegeben, und zwar besonders in A. v. HUMBOLDTS „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenwelt", 1807, und NEHRINGS Buch über „Tundren und Steppen" (1890).

Der dritte und letzte Schritt führte zu einer endgültigen Ausbildung der Landschaftskunde als einer Teildisziplin der Geographie und natürlich auch zu einer weiteren Vertiefung der landschaftskundlichen Methode. Das ist das große Verdienst PASSARGES, der daher als der Begründer der Landschaftskunde bezeichnet werden muß. In seinen „Grundlagen der Landschaftskunde" (1919) ist die Allgemeine Geographie, also die Lehre von den einzelnen stofflichen Erscheinungen der Erdoberfläche, in bezug auf die natürlichen Landschaften dargestellt, und in der 1921,

[1] Vgl. diese Z. **18**, 532 (1930).
[2] Vgl. Kinotechnik **12**, 499, 525 (1930).
[3] Vgl. Kinotechnik **12**, 549 (1930).
[4] Im einzelnen sei auf die Arbeit von C. CRANZ und H. SCHARDIN in der Z. Physik **56**, 147 (1929) verwiesen.

1922, 1924 und 1930 erschienenen „Vergleichenden Landschaftskunde" sind die großen natürlichen Landschaften, die „Landschaftsgürtel", behandelt. Eine hervorragende Grundlage zu alledem war KÖPPENS im Jahre 1918 zum erstenmal veröffentlichte Einteilung der Erde in Klimagebiete. In England ist es der schon einmal erwähnte Londoner Geographieprofessor UNSTEAD, der besonders die landschaftskundliche Methode anwendet, in Frankreich DE MARTONNE u. a. In Finnland vertritt sie GRANÖ in eigenartiger Weise. In Rußland ist sie schon längst beliebt und wird jetzt in der von der bolschewistischen Regierung besonders geförderten Heimatkunde gebraucht.

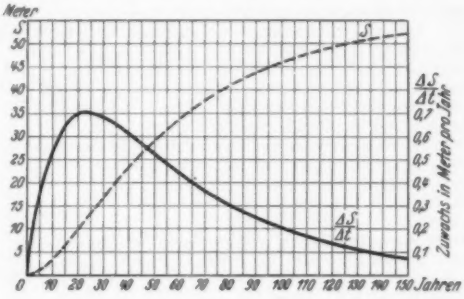
Drei naheliegende Folgerungen ergaben sich aus der immer mehr vertieften Anwendung der landschaftskundlichen Methode — Folgerungen, die sich selbst zu weiteren Methoden innerhalb der Landschaftskunde gestalteten: die sog. „Schöne Geographie", die Behandlung des Menschen in der Landschaftskunde und der Begriff der „Kleinlandschaft".

Die „Schöne Geographie" fordert eine künstlerische Schilderung in der Geographie und weist dabei als Beispiel auf die klassischen Darstellungen A. v. HUMBOLDTS hin. Diese Forderung erhob bereits RATZEL in seinem 1911 erschienenen Buch „Über Naturschilderung", in letzter Zeit u. a. (1923) YOUNGHUSBAND in seinem „Herz der Natur", besonders auch BANSE in zahlreichen Schriften, z. B. in der allerdings nur drei Jahrgänge (1922—1924) überlebenden Zeitschrift „Neue Geographie", aber übertreibend und Kunst und Wissenschaft verwechselnd.

Der Mensch und seine Werke wurden zunächst in der landschaftskundlichen Methode nicht berücksichtigt. Aber mit der „Kulturlandschaft", deren Bildner der Mensch ist, dringt auch er in das landschaftskundliche Stoffgebiet der Geographie selbständig ein. Hierzu ist u. a. die Arbeit des Franzosen FLEURE, „Les régions humaines", 1917 erschienen, wichtig. Daß dabei Völkerkunde und Kulturgeschichte in ganz neue Bahnen geleitet werden können, ist begreiflich.

Das letzte endlich ist die Methode der „Kleinlandschaft", die, von den kleinsten natürlichen Einheiten ausgehend, das Verständnis größerer natürlicher Gebiete ermöglicht. Den Anstoß hierzu gaben zunächst Forstleute und Bodenkundler, die in den unberührten Landschaften Osteuropas arbeiteten. Der bekannte Forstmann, Baron KRUEDENER, veröffentlichte 1926 in PETERMANNS Geographischen Mitteilungen seine „Waldtypen als Kleinlandschaften". Ähnlich hatte CAJANDER um 1920 seine Waldtypen aufgefaßt, und neuerdings betont TSCHEPURKOWSKI, jetzt Professor an der Universität Charbin in der Mandschurei, den Wert dieser exakten Methode für die Landschaftskunde und die Geographie überhaupt. ARVED SCHULTZ.

Warum ist das Pflanzenwachstum begrenzt? Das Wachstum der Pflanze zeigt einen gesetzmäßigen Lauf, der darin besteht, daß seine Geschwindigkeit zuerst langsam, dann stürmisch ansteigt, nach Erreichen des maximalen Wertes abflaut und zuletzt stillsteht. Verschiedene Autoren hatten vergeblich versucht, diese Gesetzmäßigkeit mathematisch auszudrücken, bis KÖVESSI (Ungarische Hochschule für Bergbau und Forstwesen) darauf aufmerksam wurde, daß der Verlauf des Wachstums dasselbe Bild zeigt wie die „aperiodisch" gedämpfte Schwingung. Als Beispiel der aperiodisch gedämpften Schwingung erwähnen wir die Bewegung eines Pendels, das sich in einer sehr dicken Lösung befindet und nach einem heftigen Stoß zuerst schnell seine ursprüngliche Lage verläßt und dann, sich immer langsamer bewegend, in seine Lage zurückkehrt. Bei der aperiodischen gebremsten Schwingung ist also eine Kraft und ein Widerstand notwendig. Der Organismus enthält die Wachstum befördernde Kraft aus der chemischen Energie der Ernährung, die gegen die verschiedenen Widerstände arbeitend, sich zuletzt in Wärme verwandelt.



Das Wachstum einer Edeltanne.

- - - - - Die Wachstumskurve.

——— Die Wachstumsgeschwindigkeitskurve, die mit dem Geschwindigkeitsverlauf einer aperiodisch gedämpften Schwingung identisch ist.

Die Übereinstimmung der physikalischen Formel und der durch KÖVESSI analysierten Wachstumskurven ist vollkommen, wenn wir berücksichtigen, daß in der Natur verschiedene Faktoren, wie Regen und Trockenheit usw., die Nährstoffzunahme beeinflussen und dadurch kleinere Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit vorkommen. Eben darum sind wir in der Lage, das Wachstum künstlich zu beeinflussen, wie es bei Düngung, Bewässerung usw. geschieht. Jede Pflanze bringt als Samen oder als Steckling eine gewisse Menge an Energie mit, die sie befähigt, das Leben durch den Stoffwechsel zu unterhalten. Diese Energie wird bei den Lebensprozessen durch die äußeren und inneren Widerstände abgebremst und dadurch dem Pflanzenwachstum eine Grenze gesetzt[1].

I. SZOLNOKI.

[1] F. KÖVESSI, Erläuterungen der Gesetzmäßigkeiten im Ablaufe der Lebenserscheinungen lebender Wesen. Mathematische und Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn **36** (1929).

Herausgeber und verantwortlicher Schriftleiter: Dr.-Ing. e. h. DR. ARNOLD BERLINER, Berlin W 9.
Verlag von Julius Springer in Berlin W 9. — Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.